Vestnik zoologii, **34**(4–5): 77–86, 2000

УДК 599.155.1

ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА И РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЛОШАДЕЙ ПРЖЕВАЛЬСКОГО *EQUUS PRZEWALSKII* (PERISSODACTYLA) АСКАНИЙСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Т. Л. Жарких

Биосферный заповедник «Аскания-Нова» УААН, Чаплинский р-н, Херсонская обл., 75230 Украина

Получено 28 мая 1998

Особенности воспроизводства и репродуктивное поведение лошадей Пржевальского *Equus przewalskii* (Perissodactyla) асканийской популяции. Жарких Т. Л. — В условиях полувольного содержания лошадей Пржевальского в заповеднике «Аскания-Нова» у жеребцов были изучены такие формы полового поведения, как проверка рецептивности кобыл, ухаживание за ними в охоте, садка и копуляция. Половое влечение сохранялось на протяжении года, однако пик активности приходился на апрель-май, совпадая с сезоном размножения у кобыл. Частота спариваний у жеребцов составляла в среднем (0,31±0,04) раза в час и не зависела от количества эструсных кобыл в табуне. Только в 61% случаев садки были удачными. Активизация репродукции у большинства взрослых кобыл определялась сроками выжеребок, происходящих в основном в конце весны и в начале лета. Первая половая охота после выжеребки наступала в среднем через (10,8±2,4) сут и длилась (4,7±0,4) сут. Продолжительность полового цикла равнялась (23,5±0,7) сут, беременности — (342,9±2,5) сут. Выход жеребят составил в среднем за несколько лет 73%, причем наибольшим он был в группе 5–14-летних кобыл. Лошади Пржевальского характеризовались более поздними сроками полового созревания и формирования репродуктивного поведения, чем домашние лошади, что объясняется не только физиологическими причинами, но и неполным социальным развитием молодых животных, их низким общественным статусом. Позднее половое созревание (к 2–3 годам) и необходимость в течение нескольких лет формировать адекватное социальное поведение препятствуют получению приплода от молодых неразвитых животных.

Ключевые слова: *Equus przewalskii*, размножение, половое поведение, Аскания-Нова.

Peculiarities of Reproduction and Sexual Behavior of the Przewalski Horses *Equus prsewalskii* (Perissodactyla) of the Askanian Population. Zharkikh T. L. — The stallions of the free-ranging Przewalski horses in Askania-Nova Reserve exhibited a variety of sexual behaviors, including testing the mare's receptivity, courtship activities, mounting and coupling. Libido occured throughout the years, nevertheless the sexual activity was higher in April-May and coincided with the breeding season of mares. Average mounting rate was 0,31±0,04 per hour and not depending on number of mares in estrus. Only 61% of mounts was successfull. Activisation of reproduction of the most adult mares was determined by time of foaling; most of birth occured from late spring to early summer. First estrus began on the average 10,8±2,4 days postpartum and its length was 4,7±0,4 days. The duration of interovulatory intervals was 23,5±0,7 days, pregnancy — 342,9±2,5 days. Average ratio of foals was 73% and it was highest in mares from 5 to 14 years old. Przewalski horses were characterized by later time of sexual maturing and formation of reproductive behavior in comparison with domestic horses. It may be due not only physiological reasons but incomplete social maturity of the young animals and its low position in hierarchy. The late reproductive maturity of the Przewalski horses (by age of 2–3 years) and necessity of formation of the appropriate social behavior in the course of several years prevent birth of offsprings in young immature animals.

Key words: *Equus przewalskii*, reproduction, sexual behavior, Askania-Nova Reserve.

Лошадь Пржевальского является единственным видом диких животных, который разводится в неволе на протяжении почти 100 лет без завоза дополнительных экземпляров из природы. Известно, что все признаки вида, морфологические и поведенческие, образуют адаптивный комплекс, и изменение любого из них в процессе эволюции может иметь разнообразные последствия (Хайнд, 1975). Длительное содержание лошадей в условиях зоопарков в сочетании с обеднением генофонда вследствие тесного инбридинга привело к частичным изменениям их морфологии, физиологии, поведения. В связи с этим актуальным является вопрос о значительности этих изменений, а также о возможности адаптации современных лошадей Пржевальского к условиям жизни в природе в ходе различных программ по реинтродукции. Успешность размножения животных в зоопарках служит критерием оценки жизнеспособности популяции и является залогом выживания вида. Биологические характеристики воспроизводства лошадей Пржевальского, содержа-

щихся в полувольных условиях в заповеднике «Аскания-Нова», сравнение их репродуктивных способностей с животными из других популяций и с домашними лошадьми, приведенные в настоящей работе, дают возможность оценить общий характер и направленность изменений, произошедших с дикими азиатскими лошадьми за период их разведения в неволе.

Материал и методы

Современная асканийская популяция лошадей Пржевальского произошла от 6 особей (2 ♂ и 4 ♀), завезенных в Асканию-Нова из разных зоопарков мира, и 1 дикой кобылы, пойманной жеребенком в природе. До 1985 г. воспроизводство в значительной мере контролировалось человеком — основного жеребца-производителя соединяли с кобылами только на 1,5–2 мес. в июне–августе. С 1985 г. жеребца стали оставлять со своим табуном на весь год. Данные о сроках выжеребок в Аскании-Нова брались только за 1986–1997 гг., т. е. за период наиболее естественных для диких лошадей условий разведения, в других зоопарках (без учета кобыл, завезенных из Аскании-Нова) — за 1985–1996 гг. (согласно General Studbook.., 1997). С целью ограничения воспроизводства в заповеднике с 1993 г. кроме репродуктивных групп содержится группа холостых кобыл.

Половое поведение изучалось в 1993–1998 гг. в одной гаремной группе, состоявшей из табунного жеребца, 8–10 половозрелых кобыл и молодняка текущего и прошлого года рождения. За 5 лет в группе сменилось 3 жеребца-вожака, состав кобыл был относительно постоянным. За 3 жеребятами-самками (1993 г. рожд.) и 2 самцами (1994 г. рожд.) велись наблюдения с первых дней их жизни до 1–3-летнего возраста.

Лошади подопытной группы содержались в загонах площадью 75 га (в 1993 г.) и 90 га (с 1994 г.) на выпасе без дополнительной подкормки круглый год. Присутствие наблюдателя на расстоянии 10–30 м не беспокоило животных и не отражалось на их поведении. Все особи опознавались индивидуально — по клейму, ушным выщипам и особым приметам. Наблюдения проводились в светлое время суток методом сплошного протоколирования (Попов и др., 1990), за всеми животными одновременно с хронометрированием отдельных поведенческих реакций. Учитывались все проявления половой активности животных, включающие в себя способы выявления жеребцом рецептивных кобыл, ритуал ухаживания, спаривание, ответные реакции кобыл. Регистрировались сроки выжеребки, наступления половой охоты у кобыл, изучалось развитие полового поведения в онтогенезе. Отмечался характер взаимоотношений (агрессивные, дружелюбные) между отдельными особями в табуне. Состояние половой охоты определялось в случае, если кобыла в течение дня демонстрировала не менее 2 признаков ее проявления: «рефлекс неподвижности» с расставленными задними ногами и поднятым хвостом, «мигание» вульвы (по Waring, 1983), после ухаживания кобыла позволяла жеребцу совершить продолжительную (более 10 с) садку. Сроки половой охоты у кобыл рассчитывались со дня первого зарегистрированного спаривания до дня последнего, после которого в течение, по крайней мере, 2 сут не наблюдалась случка. При этом предполагалось, что зачатие наступало в последний день, и, соответственно, рассчитывалась продолжительность беременности.

Всего зарегистрировано 491 взаимодействие животных, которые можно было отнести к половому поведению, в том числе 195 случаев спаривания. Результаты статистически обработаны с применением для сравнения средних F-критерия (Плохинский, 1961) и W-критерия Вилкоксона, а также коэффициента корреляции Спирмена (Иванов, 1990). Общее время наблюдений составило 820 ч (123 сут).

Результаты

П о л о в о е п о в е д е н и е ж е р е б ц о в. У взрослых жеребцов лошади Пржевальского были зарегистрированы такие формы полового поведения, как проверка рецептивности кобыл, ухаживание за ними в охоте, садка и копуляция. Периодическое обнюхивание всех половозрелых кобыл в табуне являлось, по-видимому, основным способом проверки их физиологического состояния. Как правило, к потенциально рецептивной кобыле жеребец приближался рысью, с высоко поднятой и выгнутой дугой шеей. Тихое хриплое ржание, которое обычно издавал жеребец, вероятно, служило сигналом его готовности к спариванию. Первоначальное исследование жеребец проводил с осторожностью, так как кобылы вне периода эструса часто проявляли агрессию — взвизгивали, отскакивали в сторону, могли ударить задними ногами. Чаще все начиналось со взаимного обнюхивания ноздрей — оба животных 1–2 с стояли в напряженных позах «нос-к-носу», параллельно или напротив друг друга. Нередко после этого одно из них (чаще кобыла) или оба с визгом вскидывали головы и топали вытянутой вперед передней ногой. В зависимости от состояния кобылы (и от ее реакции) жеребец или продолжал ею интересоваться, или отходил. Предкопуляционная активность, или «ухаживание», включало в себя также обнюхивание шеи, плеч, крупа, скакательных суставов, подвздошной области, вымени, хвоста. Очень редко при ухаживании наблюдалось облизывание жеребцом внутренней стороны голеней и скакательных суставов кобылы. Были обнаружены достоверные отличия ($p<0,05$) в реакци-

ях жеребцов на эструсных и неэструсных кобыл (табл. 1). Не каждое обнюхивание даже кобыл в эструсе завершалось спариванием — в среднем на (1,9±0,3) случаев ухаживания приходилась 1 садка. Без предварительного ухаживания совершалось (16,8±4,7)% садок. Перед спариванием жеребец становился вплотную за кобылой, так, что при обнюхивании паха ему приходилось перебрасывать голову через ее круп. Как только возбуждение жеребца достигало максимума и наступала полная эрекция, происходила копуляция. Как и у других лошадиных, жеребец осуществлял садку, быстро вставая на дыбы позади кобылы, опирался грудью на ее круп и размещал передние ноги по обеим бокам. Его голова при этом была немного опущена, укусы в шею, что бывает у домашних лошадей (Waring, 1983), при спаривании лошадей Пржевальского не наблюдались. Средняя продолжительность копуляции у 3 жеребцов составила (17,5±0,7), (20,8±3,5) и (23,8±1,1) с, соответственно. Частота спариваний у жеребцов достоверно не различалась, и взвешенное среднее значение составило (0,31±0,04) раза в час. Количество спариваний при наличии в табуне 1, 2 или 3 кобыл одновременно составило (0,29±0,06), (0,37±0,02) и (0,32±0,09) раза в час, соответственно; разница средних недостоверна ($p>0,05$). Не обнаружена достоверная разница между частотой спариваний в начале, в середине и в конце периода половой охоты данной кобылы. Только в 61% случаев садки жеребцов были успешными и завершались эякуляцией. Чаще всего (в 71% случаев) сама кобыла препятствовала спариванию, взбрыкивая и отходя с визгом, когда жеребец уже находился на ней. Часто можно было наблюдать, как во время ухаживания и спаривания жеребца с низкоранговой кобылой высокоранговые особи подбегали, обнюхивали их с визгом, угрожали или пытались ударить задними ногами. В результате иногда жеребец не доводил ухаживание до конца или садка получалась неудачной, т. к. низкоранговая кобыла начинала уходить при виде угроз (6% случаев). К другим причинам безуспешных попыток копуляции относились следующие: отсутствие эрекции во время садки (7%), внезапная потеря интереса (как правило, при спаривании с молодыми 2-летними кобылами или со взрослыми в конце периода половой охоты), неполное залезание, при котором не достигалась интромиссия, после интромиссии не происходили толчки тазом и вся садка занимала менее 10 с (16% случаев). У одного из жеребцов после нескольких неудачных садок подряд наблюдалась «смещенная» активность — на протяжении нескольких секунд он скакал галопом по кругу с выгнутой дугой шеей, взбрыкивая на ходу. После окончания периода половой охоты у кобылы жеребец обычно продолжал в течение нескольких дней (от 1 до 4) довольно часто проверять ее, затем его интерес снижался (табл. 1). Несколько раз отмечалось, как один из жеребцов проявлял агрессию к кобылам (в том числе и к эструсным) во время обнюхивания — бил перед спариванием или отгонял угрозами или ударами задних ног. Иногда это сопровождалось рытьем земли передней ногой. Вероятно, это было обусловлено индивидуальными особенностями характера данного жеребца, поскольку у других подобные реакции не наблюдались.

Половое поведение кобыл. В Аскании-Нова появление молодняка у кобыл было приурочено к наиболее благоприятному для развития жеребят периоду: конец весны—начало лета. С середины апреля и до конца июня произошло 87% всех выжеребок. С августа отмечались лишь единичные случаи появления жеребят и то не каждый год. Выжеребка всегда происходила ночью или рано утром. Сразу после родов кобылы, защищая жеребят, очень агрессивно относились к другим особям, особенно к табунному жеребцу, старались держаться на периферии стада. Через несколько дней они становились более терпимыми к присутствию жеребца, позволяли себя обнюхивать. В норме на вторую неделю проявлялась половая охота. На протяжении дня эструсная кобыла паслась неподалеку от жеребца, периодически демонстрируя характерную позу с поднятым хвостом и расставленными задними ногами, наблюдалось «мигание», или выворачивание вульвы с показом клитора. После того как заинтересованный жеребец подходил и происходило взаимное обнюхивание ноздрей, кобыла часто сама разворачивалась задом с поднятым и отвернутым в сторону хвостом и слегка

Таблица 1. Частота и продолжительность реакций жеребцов лошади Пржевальского при взаимодействиях с кобылами в эструсе и неэструсными

Table 1. Frequency and duration of reactions of Przewalski horse stallions at interactions with mares in estrus and inter-estrus states

Показатель	Кобылы (x±Sx)	
	в эструсе	вне эструса
Частота взаимодействий (обнюхиваний, спариваний) в час на 1 ос.:	0,79±0,09	
сразу после выжеребки		0,01±0,01
за несколько дней до наступления половой охоты		0,32±0,13
через 1–4 дня после окончания половой охоты		0,12±0,06
в середине периода диэструса		0,06±0,02
во время жеребости		0,06±0,01
Продолжительность обнюхивания (с), после которого:		
следовало спаривание	19,7±2,9	
животные расходились	13,3±2,0	5,6±0,6
Обнюхивание начиналось с:		
передней части корпуса (голова, шея)	49%	77%
задней части корпуса (круп, хвост)	51%	23%
Обнюхивался: весь корпус	43%	13%
только передняя часть	6%	68%
только задняя часть	51%	19%

Таблица 2. Физиологические особенности размножения взрослых кобыл лошади Пржевальского

Table 2. Physiological peculiarities of reproduction of adult Przewalski horse mares

Показатель	n	x±Sx	S	lim
Кобыла позволяет жеребцу обнюхивать себя после выжеребки	7	6,3±1,2	3,3	2–10
Первое спаривание после выжеребки	8	10,8±2,5	7,0	5–27
Продолжительность:				
половой охоты	10	4,7±0,4	1,3	3–7
диэструса	5	18,6±0,8	1,8	16–19
полового цикла	6	23,5±0,7	1,8	22–26
жеребости	13	342,9±2,5	9,1	327–359

приседала на задние ноги. Во время спаривания у кобыл обычно сохранялся «рефлекс неподвижности», по крайней мере, в начале. Если жеребец пытался сделать садку без предварительного обнюхивания, кобыла обычно отбивала его с визгом. После каждого спаривания происходило 1–2 уринации маленькими порциями. Частота уринаций у одной из кобыл в период половой охоты составила в среднем 2 раза в час, тогда как после его окончания — 0,35 раз в час.

Кобылы сами подходили к жеребцу для обнюхивания редко (в 36 случаях из 394), причем только в 13 случаях это были самки в охоте. Если жеребец мало обращал внимания на некоторых кобыл, то они могли сами подойти к нему, поворачивались задом с поднятым хвостом, толкали его. Однако жеребец в таких случаях не спаривался. После случки кобылы, как правило, агрессивно или равнодушно относились к попыткам жеребца обнюхать их, стремились отойти от него. Все же однажды наблюдалось, как одна из кобыл на втором месяце жеребости при обнюхивании с жеребцом развернулась к нему задом и демонстрировала позу эструса с поднятым и отвернутым в сторону хвостом, на что жеребец не отреагировал.

Большинство взрослых кобыл (16 из 22) были покрыты в первую половую охоту, 5 других — во вторую. Одна из кобыл была успешно покрыта только в четвертую охоту, через 3 мес. после выжеребки. Показатели воспроизводства у взрослых кобыл (4 года и старше) приведены в таблице 2. Известно, что способность кобыл, как и самок других млекопитающих, быть оплодотворенными зависит от их возраста, физиологического состояния, а также, вероятно, от индивидуальных особенностей поведения. Из 79 кобыл 3 лет и старше, находившихся под наблюдением, на следующий после случки год благополучно ожеребилось 58 (73%). Наибольшим выход жеребят был в возрастной группе 5–14-летних кобыл — 82%, далее этот показатель постепенно сни-

Таблица 3. Выход жеребят у кобыл разных возрастных групп

Table 3. Foal yield of mares of different age groups

Возраст, лет	Общее число кобыл	Выход жеребят	
		количество, ос.	количество, %
4	7	5	71
5–7	14	11	79
8–11	14	12	86
12–14	11	9	82
15–17	6	4	67
18–21	17	11	65
22–26	10	6	60
Всего	79	58	73

жался (табл. 3). В среднем кобылы в Аскании-Нова приносили жеребят до 20–22 лет, отдельные особи (кобыла № 147) — до 25 лет включительно.

Развитие полового поведения у жеребят. До года поведение жеребят было мало дифференцировано по полу. Они не реагировали на ухаживание и спаривание табунного жеребца со взрослыми кобылами, при спаривании их матерей демонстрировали подчинение обычным для молодняка способом — растягивая губы и хлопая зубами. Лишь однажды была зарегистрирована реакция жеребенка-самца в возрасте 1 мес на выделения взрослой кобылы (его матери) в охоте — он помочился на ее фекалии и флемовал над тем местом, где она мочилась. Закидывание передних ног на шею, спину, круп партнера по игре, что ряд исследователей (Waring, 1983) относят к элементам полового поведения, в играх жеребят-кобылок в возрасте до 6 мес наблюдалось даже чаще, чем у жеребчиков (встречаемость этого элемента составила в среднем 7,3% в играх самок-сверстников и 3,8% в играх самцов). У молодых кобылок не наблюдались проявления полового поведения до наступления половой зрелости, в то время как жеребчики уже в возрасте 10–11 мес. начали демонстрировать повышенный интерес ко взрослым кобылам в охоте — периодически подходили к ним, внимательно обнюхивали хвост, скакательные суставы, область половых органов. У них нередко отмечалась характерная для взрослых жеребцов реакция на фекалии кобыл — обнюхивание, уринация, частый флемен. Наибольшую активность молодые самцы проявляли в мае, в разгар репродуктивного сезона. Значительную часть дня они находились в непосредственной близости от эструсных самок, причем каждый из жеребчиков явно предпочитал определенную, «свою», кобылу. Время от времени они обнюхивали, легонько покусывали кобыл, пытались делать садку. Из 9 садок годовалых самцов 3 сопровождались эрекцией, но при этом не отмечалось интромиссии и толчков тазом. Взрослые кобылы довольно долго, до 8–17 с, позволяли находиться на себе жеребятам, в то время как молодые сразу сбрасывали их с себя и отгоняли ударами задними ногами или укусами. Обычно попытки ухаживания за кобылами сопровождались игровыми действиями. В это же время молодые самцы начали активно вмешиваться в процесс ухаживания и спаривания взрослых особей. Подбежав к жеребцу и кобыле, они вклинивались между ними, пытались оттереть их друг от друга. Поскольку при этом они демонстрировали подчинение, хлопая зубами, табунный жеребец не проявлял к ним сильной агрессии. Иногда взрослые животные отгоняли их, угрожая укусом, но они тут же возвращались. Жеребята настолько близко подходили к взрослым, что дважды наблюдалось, как табунный жеребец по ошибке вскакивал не на кобылу, а на годовика. В среднем оба жеребчика вмешивались в каждое второе спаривание взрослых особей. После того, как большинство кобыл в стаде было покрыто, их интерес снизился. В 2-летнем возрасте молодые самцы все чаще стали подвергаться нападениям со стороны табунного жеребца. Их интерес к кобылам в охоте проявлялся в том, что изредка они подходили к ним, обнюхивали их мочу и фекалии, флемовали. Одного из них жеребец окончательно изгнал из табуна осенью, в возрасте 2,5 лет, другого — весной, в 3 года.

Первая половая охота у молодых кобыл была зарегистрирована в возрасте 2 лет. У одной из кобыл, находившихся под наблюдением, она длилась 2, у второй — 3 сут. В это время резко повысилась агрессивность со стороны их матерей — во время ухаживания они подбегали и с визгом били и жеребца, и молодую кобылу. Несмотря на неоднократное спаривание с жеребцом, беременность не наступила. В том году они больше не проявляли признаков половой охоты и не спаривались. На следующий сезон одну из этих кобыл, допущенную в репродукцию, успешно покрыл жеребец, и в возрасте четырех лет она принесла первого жеребенка.

Обсуждение

У лошадей Пржевальского в Аскании-Нова наблюдается строгая сезонность размножения. Половое влечение у жеребцов сохраняется на протяжении почти всего года, однако пик активности приходится на апрель-май, совпадая с сезоном размножения кобыл (рис. 1). Наблюдаемое в августе вторичное повышение активности жеребцов объясняется, возможно, тем, что в это время у большинства кобыл жеребята уже достаточно большие (2,5–3 мес.), и стремление матерей их защищать уменьшается. Снижение агрессивности со стороны кобыл повышает частоту взаимодействий с ними жеребцов. Хотя во время наблюдений в январе-феврале жеребцы не проявляли интереса к кобылам, при наличии в табуне эструсных кобыл жеребцы (по крайней мере, некоторые) могут осуществлять успешные садки. Так, например, при случайном соединении в январе 1996 г. жеребца с группой холостых кобыл отмечалось спаривание. Начало половой активности взрослых кобыл определяется сроками выжеребок, происходящих большей частью в конце весны и в начале лета. В асканийском зоопарке при условии круглогодичного содержания кобыл с табунными жеребцами поздние выжеребки наблюдаются очень редко и только до начала октября, хотя после вышеупомянутого зимнего спаривания кобыла на следующий год принесла жеребенка в декабре. Это связано, вероятно, с тем, что продолжительное (в течение нескольких лет) искусственное ограничение воспроизводства привело у отдельных кобыл к нарушению строгой сезонности размножения. Хотя после поздних родов может происходить спаривание, беременность не наступает. Кобылы, по каким-либо причинам не покрытые жеребцом, на следующий сезон очень рано, иногда даже в марте или в начале апреля, приходят в охоту. Однако, спаривание в это время также не приводит к зажереблению, видимо, потому, что после зимы репродуктивные функции организма животных не успевают восстановиться. Так, при наблюдении за лошадьми в начале апреля из 12 садок жеребца, произведенных за 7-часовый период, всего одна завершилась эякуляцией. Но даже при условии неоднократных успешных садок, наблюдавшихся в марте у другого жеребца, жеребость у кобылы не наступила. В других популяциях лошадей Пржевальского пик деторождений наблюдается в апреле—августе, хотя выжеребка может произойти в любом месяце (рис. 2). Это связано с лучшими условиями питания и содержания, которые обеспечивают животным зоопарки, в результате чего они остаются активными в репродуктивном отношении весь год. У домашних кобыл заводских пород выжеребка происходит в течение всего года, хотя у свободно-выпасаемых лошадей большинство жеребят также рождаются весной и летом (Waring, 1983).

Продолжительность полового цикла у кобыл лошади Пржевальского такая же, как у домашних лошадей, хотя у последних несколько длиннее период эструса и, соответственно, короче диэструс — (7,1±4,2) и (16,3±2,9) сут (Ginther, 1974). Ряд авторов (Ginther, 1974; Trum, 1950) сообщают о том, что у домашних лошадей продолжительность эструса уменьшается по мере того как случной сезон переходит в лето. Для лошадей Пржевальского из-за малого числа наблюдавшихся случаев трудно сделать определенный вывод, однако у них также прослеживается тенденция к сокращению продолжительности 2-й и 3-й половой охоты. Продолжительность жеребости у лошадей Пржевальского в данном исследовании достоверно не отличалась ($p>0,05$,

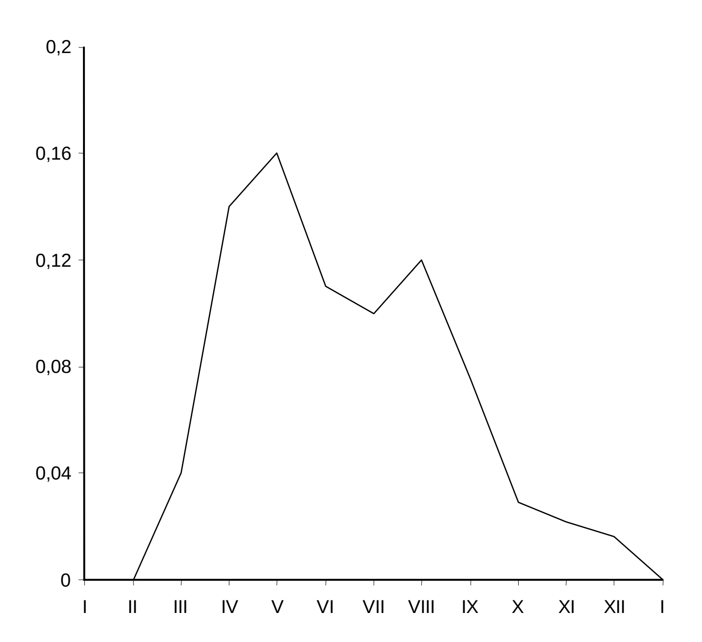


Рис. 1. Интенсивность полового поведения жеребцов лошади Пржевальского в зависимости от сезона года. По оси абсцисс — месяц года, по оси ординат — частота взаимодействий, относящихся к репродуктивному поведению, между животными (1 самец с 1 самкой в час).

Fig. 1. Intensity of sexual behavior of Przewalski horse stallions depending on a season of year. On the axis of abscissas — months, on the axis of ordinates — frequency of interaction related to the reproductive behavior, between animals (a stallion with a mare per hour).

$F_ф$=2,0) от полученного ранее показателя для этой популяции — (338,7±1,0) сут (Лобанов, 1981), а также для домашних лошадей чистокровной (Rossdale, 1967; Ropiha et al., 1969) и голландских пород (Hendrikse, 1972). Однако у лошадей довоенного разведения «старой асканийской» племенной линии беременность длилась значительно дольше — (352,0±1,8) сут (Салганский и др., 1963), разница достоверна ($p<0,05$, $F_ф$=8,9). На продолжительность эмбрионального развития жеребят оказывают влияние как окружающая среда (например, сезон случки и условия питания жеребых кобыл), так и другие факторы — пол жеребенка, возраст кобыл, состояние их здоровья, а также индивидуальные особенности (Федотов, 1989). Хотя среднее значение продолжительности внутриутробного развития самцов было несколько больше, чем самок — (345,5±3,3) и (338,8±3,4) сут соответственно, — эта разница недостоверна ($p>0,05$, W=25,5). Величина этого показателя не зависела от возраста ($p>0,05$, r_s=−0,3), но обнаружена значимая корреляция по сезону случки — чем позднее кобыла была покрыта, тем меньше срок жеребости ($p<0,05$, r_s= 0,71).

Большинство кобыл приносят жеребят ежегодно в течении ряда лет, затем один год холостают. За 6-летний период в подопытной группе одна из кобыл родила 2 жеребят, две — 3, одна — 4, четыре — 5 жеребят и одна жеребилась ежегодно. Поскольку вынашивание плода и затем выкармливание потомства требуют значительных энергетических затрат, перерывы в деторождениях, по-видимому, позволяют отдохнуть организму кобылы и восстановить гормональный баланс. Прохолосты чаще наблюдаются у кобыл старше 15−16 лет, хотя встречаются исключения. Так, от 2 кобыл (Виры и № 147), которым к началу исследований исполнилось 18 и 20 лет, соответственно, за последующие 6 лет было получено по 5 жеребят, тогда как от 8-летней кобылы № 22 — всего 2. Показателем нарушений в сфере размножения может служить срок наступления первой после выжеребки половой охоты. Как и у домашних лошадей (Федотов, 1989), у большинства кобыл лошади Пржевальского половая охота на-

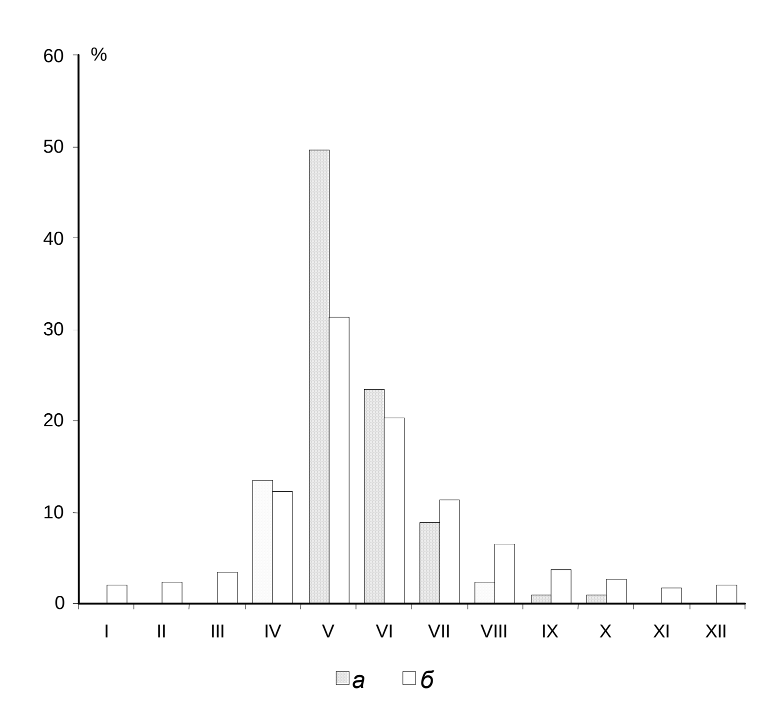


Рис. 2. Распределение деторождений по месяцам года у кобыл лошади Пржевальского: *а* — в Аскании-Нова; *б* — в других зоопарках. По оси абсцисс — месяц, по оси ординат — количество выжеребок, %.

Fig. 2. Distribution of foal-bearings on months of year at Przewalski horse mares: *а* — in Askania-Nova Reserve; *б* — in other zoos. On the axis of abscissas — months, on the axis of ordinates — a number of bearings, %

ступает на 7—11-е сут после выжеребки. Однако у вышеупомянутой кобылы № 22 после выжеребки в 1994 г. охота была зарегистрирована только на 27-е сут, и, несмотря на неоднократные спаривания с жеребцом, беременность не наступила, равно как и не наблюдались повторные эструсные периоды. У старой кобылы № 147 после выжеребок в возрасте 23 и 24 лет охота наступила на 36-е и 32-е сут, хотя в предыдущие годы она регистрировалась в обычные сроки. Тем не менее, зачатие произошло.

В отдельных формах полового поведения у лошадей Пржевальского также наблюдались некоторые отличия от домашних лошадей, в особенности от животных конюшенного содержания. Для домашних лошадей заводских пород характерен укороченный ритуал спаривания. В условиях интенсивного коневодства при ручной и варковой случке жеребцу для успешного покрытия кобылы достаточно 1—2 садок (Федотов, 1989). В среднем через 2,9 эякуляций наступает удовлетворение (Bielanski, 1962). У жеребцов лошади Пржевальского наблюдается частое (до 10—11 случаев в сут) спаривание на протяжении всего периода половой охоты кобылы. Это обусловлено тем, что значительное число садок бывает неудачными, в том числе и из-за вмешательства других особей. Сходное поведение присуще лошадям примитивных пород, разводимых табунным способом — так, например, взрослый жеребец якутской лошади в разгар репродуктивного сезона совершает в среднем 8 садок в сутки, 3 из которых могут быть неудачными (Тихонов, 1987). Жеребец пони породы «нью-форест» за сутки сделал 10 садок, 6 из которых были успешными (Tyler, 1972). Известно, у домашних лошадей некоторые жеребцы отвергают определенных кобыл и интересуются в сексуальном отношении другими. Аза с соавторами (Asa et al., 1979) сообщают о том, что когда жеребцу пони предоставляли для случки более одной кобылы, он был склонен выбирать для копуляции доминирующую особь. У жеребцов лошади Пржевальского при одновременном присутствии в табуне 2 или 3 кобыл в охоте разница в частоте спаривания с низкоранговыми и высокоранговыми особями

была статистически незначима, соответственно, (0,24±0,04) и (0,26±0,03) раза в час ($p>0,05$, $F_ф=0,2$), также не зависело от ранга кобылы количество обнюхиваний на 1 спаривание ($p>0,05$ $r_s=-0,26$). Возможно, небольшое количество особей в табуне обуславливало «неразборчивость» жеребцов. Все же у одного из них был отмечен пониженный интерес к 9-летней низкоранговой кобыле. Вероятно, это можно объяснить его индивидуальными «симпатиями». Уоринг (Waring, 1983) сообщает о том, что перед спариванием у домашних лошадей наблюдается взаимный груминг. Он полагает, что вычесывание помогает преодолеть страх молодой кобылы перед копуляцией. У лошадей Пржевальского жеребцы вычесывались только с одной-двумя высокоранговыми кобылами и за этим никогда не следовало спаривание.

Лошади Пржевальского характеризуются более поздними сроками полового созревания и развития форм репродуктивного поведения по сравнению с домашними лошадьми. Так, у молодых жеребцов домашних лошадей сперматозоиды впервые появляются в семенниках уже в возрасте 12–16 мес. (Warnick, 1965); зарегистрированы случаи, когда у 3-месячных жеребят наблюдалась садки на кобыл в охоте, сопровождавшиеся эрекцией и толчками тазом (Waring, 1983). Хотя у годовалых жеребят лошади Пржевальского наблюдались вполне уверенные попытки садок на кобыл в охоте, отсутствие таких важных элементов, как полная эрекция и толчки тазом, свидетельствует о незрелости основных форм полового поведения. По данным Стекленева (1995), у лошадей Пржевальского единичные спермии в хвостовых придатках семенников отмечаются только к концу второго года жизни, а успешное спаривание с кобылами, приводящее к их зажеребляемости, наблюдается только с 3-летнего возраста. Поэтому в зоопарке «Аскания-Нова» жеребцы допускаются в воспроизводство не ранее, чем в возрасте 5–6 лет. Первая половая охота у домашних кобылок при конюшенном содержании и хорошем питании в норме наступает в возрасте 12 мес. (Ginther, 1979). Кобылы лошади Пржевальского достигают половой зрелости только к двум годам, что подтверждается исследованием их яичников (Стекленев, 1995) и сроками наступлением первой половой охоты. Фертильность в этом возрасте низкая — за время наблюдений из четырех 2-летних кобыл, имевших возможность спариваться с жеребцами, ни одна не принесла потомства на следующий год. В некоторых зоопарках у лошадей Пржевальского зарегистрированы случаи деторождений в возрасте 2 года (General Studbook.., 1997). У асканийских кобыл в 4 года выход жеребят ниже, чем в более старших возрастных группах (табл. 3). Это объясняется не только физиологическими причинами, но и неполным социальным развитием молодых животных, их низким общественным статусом. Как правило, табунных жеребцов больше привлекают взрослые кобылы, чем молодые. Хотя частота спариваний с молодыми кобылами достоверно не отличалась ($p>0,05$, $F_ф=0,7$) от того же показателя для взрослых — (0,11±0,03) и (0,15±0,06) раза в час, соответственно, жеребец лошади Пржевальского в целом мало обращал внимания на 2-летних кобыл в охоте — редко подходил для обнюхивания, не обращал внимания, когда те сами к нему подходили. Все же в прошлом в асканийской популяции наблюдались случаи выжеребок у 3-летних кобыл. При содержании лошадей большими табунами, где одновременно присутствовали 15–20 кобыл, некоторые молодые кобылки уходили из группы (или их выгонял жеребец) и спаривались с молодыми, 3–4-летними жеребцами из группы холостяков. Повышенное внимание нескольких молодых жеребцов при отсутствии конкуренции со стороны высокоранговых кобыл в общем гарантировало успешное зачатие у молодых самок. Также раннее зачатие происходило и в группах, которые были немногочисленными по своему составу (2–3 особи).

В целом, особенности репродукции и поведение лошадей Пржевальского в Аскании-Нова сходны с таковыми домашних свободновыпасаемых и одичавших лошадей. По сравнению с лошадьми Пржевальского из других зоопарков в асканийской популяции больше выражена сезонность размножения, обусловленная условиями питания и содержания. Позднее половое созревание и необходимость в течение нескольких лет формировать адекватное социальное поведение препятствуют получению припло-

да от молодых неразвитых животных. Круглогодичное содержание лошадей на пастбище при минимальном беспокойстве со стороны человека способствует формированию и закреплению «дикого» стереотипа полового поведения. Небольшие размеры репродуктивных групп, развитый ритуал «ухаживания», который сводит к минимуму агрессивные взаимодействия животных, по-видимому, исключают нередкие для домашних лошадей и диких эквидов в зоопарках случаи «психологической» импотенции (Boyd, 1986). Таким образом, система содержания и разведения лошадей Пржевальского в Аскании-Нова наиболее полно отвечает условиям долговременного сохранения вида в неволе, а показатели воспроизводства могут служить критерием для сравнения адаптивных возможностей животных из городских зоопарков в ходе различных программ по реинтродукции диких азиатских лошадей в природу.

Иванов А. А. Основы математической статистики. — М. : Физкультура и спорт, 1990. — 86 с.
Лобанов Н. В. Разведение в Аскании-Нова диких копытных, внесенных в Красную книгу СССР // Биологические аспекты охраны редких животных. — М. : Изд-во ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР, 1981. — С. 28—33.
Плохинский Н. А. Биометрия. — Новосибирск. : Изд-во сибирск. отд. АН СССР, 1961. — 364 с.
Попов С. В., Ильченко О. Г. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. — М. : Изд-во мин-ва культуры СССР, 1990. — 76 с.
Салганский А. А., Слесь И. С., Треус В. Д., Успенский Г. А. Зоопарк «Аскания-Нова». — Киев : Изд-во с.-х. лит-ры УССР, 1963. — 308 с.
Стекленев Е. П. Размножение лошади Пржевальского в условиях полувольного содержания на юге Украины // Вестн. зоологии. — 1995. — № 1—2. — С. 58—64.
Тихонов В. Г. Сезонная активность колымской популяции якутской лошади // Экология. — 1987. — № 4. — С. 73—76.
Федотов Л. А. Коневодство. — М. : Агропромиздат, 1989. — 271 с.
Хайнд Р. Поведение животных. — М. : Мир, 1975. — 855 с.
Asa C. S., Goldfoot D. A., Ginther O. J. Sociosexual behavior and the ovulatory cycle of ponies (Equus caballus) in harem groups // Hormones and Behavior. — 1979. — **13**. — P. 49—65.
Bielanski W., Wierzbowski S. "Depletion test" in stallions // Proc. IV Int. Congr. Anim. Reprod. — 1962. — P. 279—282.
Boyd L. E. Behaviour problems of equids in zoos // Vet. Clinics of North America: Equine Practice. — 1986. — **2**, N 3. — P. 653—664.
General Studbook of the Przewalski horse / Ed. E. Kůs. — Prague : Zoological Garden Prague, 1997. — 240 p.
Ginther O. J. Occurrence of anestrus, estrus, diestrus and ovulation over a 12-month period in mares // Amer. J. Vet. Res. — 1974. — **35**. — P. 1173—1179.
Ginther O. J. Reproductive biology of the mare: basic and applied aspects. — Wisconsin: Cross Plaines, 1979. — 413 p.
Hendrikse J. Draagtijden van Nederlandse paarderassen // Tijdschr. Diergenneesk. — 1972. — **97**. — P. 447—480.
Ropiha R. T., Matthews R. G., Butterfield R. M et al. The duration of pregnancy in Thoroughbred mares // Vet. Rec. — 1969. — **84**. — P. 552—555.
Rossdale P. D. Clinical studies on the newborn Thoroughbred foal. I. Perinatal behaviour // Brit. Vet. J. — 1967. — **123**. — P. 470—481.
Trum B. F. The estrous cycle of the mare // Cornell Vet. — 1950. — **40**. — P. 17—23.
Tyler S. J. The behaviour and social organization of the New Forest ponies // Anim. Behav. Monogr. — 1972. — **5**. — P. 85—196.
Waring G. H. Horse behavior. — New Jersy : Noyes publication, 1983. — 291 p.
Warnick A. C. Reproduction and fertility in horses // Light horse production in Florida. — 1965. — Bull. 188. — P. 103—112.